

บทที่ 3

เนื้อเยื่อเจริญ (Meristematic tissue)

พืชและสัตว์มีรูปแบบของการเจริญเติบโตแตกต่างกัน สัตว์มีการเจริญแบบ diffuse growth เพราะว่าสัตว์มีการเจริญแบบค่อยเป็นค่อยไปในทุกๆ โครงสร้างและเมื่อเจริญเติบโตเต็มที่ (mature) สัตว์จะหยุดการเจริญ เรียกการเจริญในลักษณะนี้ว่า **closed (determinate) growth** ในขณะที่พืชมีการเจริญแบบ localized growth กล่าวคือพืชมีการเจริญเฉพาะจุดหรือมีเนื้อเยื่อเจริญ (meristematic tissue) ที่ทำหน้าที่เป็นจุดกำเนิดของเซลล์ทุกชนิด แม้ว่าพืชจะมีการเจริญเติบโตเต็มที่แล้ว แต่พืชก็ยังมีเนื้อเยื่อเจริญสำหรับแบ่งเซลล์และสร้างเนื้อเยื่อให้เกิดขึ้นใหม่อยู่ตลอดเวลา ทำให้พืชมีการเจริญเติบโตอย่างต่อเนื่อง เรียกการเจริญในลักษณะนี้ว่า **open (indeterminate) growth**

3.1 ลักษณะของเนื้อเยื่อเจริญ

เนื้อเยื่อเจริญประกอบด้วยกลุ่มเซลล์ที่กำลังเจริญเติบโต ไม่มีการเปลี่ยนแปลงและไม่มีลักษณะเฉพาะเจาะจง (undifferentiated, unspecialized cells) มีหน้าที่แบ่งตัวเพื่อเพิ่มจำนวนเซลล์ หรือเพิ่มเซลล์อนุพันธ์ (derivative cells) เซลล์อนุพันธ์จะมีการเปลี่ยนแปลง (differentiation) โดยขยายขนาดให้ใหญ่ขึ้น ทำให้ส่วนต่างๆ ของพืชมีการขยายขนาดเพิ่มขึ้น นอกจากนี้เซลล์เหล่านี้จะค่อยๆ เปลี่ยนรูปไปจากเดิมหรือเปลี่ยนรูปร่างไปให้สอดคล้องกับการทำงานของเนื้อเยื่อชนิดนั้นๆ ขณะเดียวกันเนื้อเยื่อเจริญก็ยังคงสภาพเป็นเนื้อเยื่อเจริญต่อไป การขยายขนาดและเปลี่ยนรูปของเซลล์เหล่านี้อาจเกิดได้เร็วหรือช้า ขึ้นกับปัจจัยหลายอย่าง เช่น ปริมาณน้ำ แสงสว่าง อุณหภูมิ ฮอโมน เป็นต้น ในกรณีที่เซลล์ที่เกิดใหม่ยังมีลักษณะเหมือนกับเนื้อเยื่อเจริญ อาจทำให้แยกเนื้อเยื่อเจริญและเซลล์อนุพันธ์ออกจากกันได้อย่างยาก เรียกกลุ่มของเนื้อเยื่อเจริญและกลุ่มเซลล์อนุพันธ์รวมกันว่า **meristematic zone**

เซลล์ของเนื้อเยื่อเจริญมีรูปร่างเป็นรูปหลายเหลี่ยมด้านเท่า (isodiametric) มีขนาดของเซลล์เล็ก รูปร่างคล้ายคลึงกันและมีขนาดเท่าๆ กัน ผนังเซลล์บาง มีช่องว่างระหว่างเซลล์น้อยมากหรือไม่มีเลย ประกอบด้วย pits ที่เกิดขึ้นใหม่ๆ ภายในโพรโทพลาสต์มีนิวเคลียสขนาดใหญ่ มีไซโทพลาสซึมมากและสมบูรณ์ มี endoplasmic reticulum น้อย เม็ดสี ถ้ามีจะเป็น

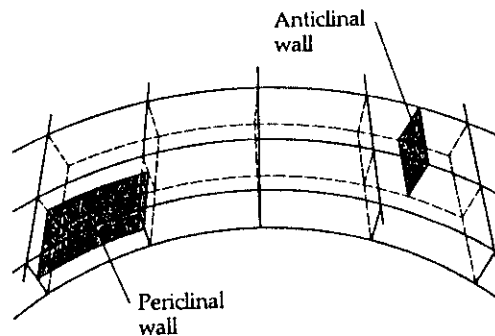
proplastid มีไมโทคอนเดรียจำนวนมากแต่โครงสร้างภายในยังเป็นแบบง่าย ๆ อาจมีหรือไม่มีแวคิวโอล ไม่มีอาหารสะสม ไม่มีผลึก และไม่มี inclusion

อย่างไรก็ตาม เนื้อเยื่อเจริญบางชนิดอาจมีรูปร่างต่างไปจากที่กล่าวมาแล้ว เช่น lateral meristem (vascular cambium และ phellogen) อาจมีรูปร่างเป็นสี่เหลี่ยมผืนผ้า ในขณะที่ cork cambium อาจมีคลอโรพลาสต์หรือ inclusion ชนิดต่างๆ ได้ด้วย

3.2 การเจริญของเนื้อเยื่อเจริญ

การจัดเรียงตัวและการแบ่งเซลล์ของเนื้อเยื่อเจริญแตกต่างกันไปตามชนิดของเนื้อเยื่อเจริญและชนิดของพืช ใน apical meristem ของ *Equisetum* และเฟินบางชนิด มีเซลล์เริ่มต้นเพียงเซลล์เดียว และมีเซลล์อนุพันธ์จัดเรียงตัวเป็นระเบียบ ในพืชมีดอกประกอบด้วยกลุ่มเซลล์ที่เป็นเนื้อเยื่อเจริญ การแบ่งเซลล์จะไม่ค่อยเป็นระเบียบ เซลล์บางส่วนแบ่งตัวได้น้อย บางเซลล์แบ่งตัวบ่อยทำให้เซลล์มีขนาดเล็ก ในการแบ่งเซลล์จะทำได้หลายทิศทาง (plane) ทำให้มีเซลล์อนุพันธ์ที่จัดเรียงตัวไม่เป็นระเบียบ การเจริญของเซลล์จึงเป็นไปในแบบปริมาตร (volume growth) คือเจริญหมดทั้งกลุ่ม มีบางเซลล์ที่มีการแบ่งตัวเฉพาะแบบตั้งฉากกับผิวสัมผัส (anticlinal division) (ภาพที่ 3.1, 3.9 ก.) ทำให้มีการเจริญของเซลล์เฉพาะในส่วนผิว (surface growth)

การแบ่งเซลล์ใน lateral meristem มักแบ่งตัวแบบขนานกับผิวสัมผัส (periclinal division) (ภาพที่ 3.1, 3.9 ข.) ทำให้ได้เซลล์หลายแถวเรียงขนานกัน เป็นการเพิ่มความหนาของโครงสร้างนั้นๆ ในส่วนของพืชที่มีรูปร่างเป็นทรงกระบอก เช่น ลำต้น ราก ก้านใบ มักใช้คำว่า tangential division แทน periclinal division ใช้ radial division แทน anticlinal division และใช้ transverse division ในกรณีที่มีการแบ่งตัวตามขวาง



ภาพที่ 3.1 แสดงลักษณะการแบ่งผนังเซลล์แบบขนานกับผิวสัมผัส (periclinal wall) และแบบตั้งฉากกับผิวสัมผัส (anticlinal wall) (จาก Mauseth, 1988)

ผลจากการแบ่งตัวที่ต่างกันของเนื้อเยื่อเจริญ ทำให้ได้เซลล์อนุพันธ์ที่มีรูปร่างและมีชื่อเรียกต่างกัน เช่น **mass meristem** (block meristem) เป็นเซลล์อนุพันธ์ที่ได้จากการแบ่งตัวในทุกทิศทาง เซลล์ที่ได้อาจเป็นรูปหลายเหลี่ยมด้านเท่า รูปกลมหรือมีรูปร่างไม่แน่นอน **rib meristem** เป็นเซลล์อนุพันธ์ที่มีการเรียงตัวขนานกัน และตั้งฉากกับแกนตั้งของโครงสร้าง มักพบในโครงสร้างที่มีรูปทรงกระบอก ได้แก่ ส่วนของคอร์เทกซ์และไส้ในของรากและลำต้น **plate meristem** เป็นเซลล์อนุพันธ์ที่ได้จากการแบ่งตัวแบบตั้งฉากกับผิวหน้า ทำให้จำนวนชั้นของเซลล์ในโครงสร้างของพืชส่วนนั้นไม่เพิ่มขึ้น และทำให้โครงสร้างนั้นมีลักษณะเป็นแผ่น (plate-like) เช่น แผ่นใบ กลีบดอก เป็นต้น

Plate meristem และ rib meristem พบมากในการเจริญของเนื้อเยื่อพวก ground meristem ซึ่งทำให้เจริญไปเป็นแผ่นใบ กลีบดอก และส่วนอื่นที่มีลักษณะแบน นอกจากนี้ยังพบในส่วนที่มีรูปทรงกระบอก เช่น ราก ลำต้น ก้านใบ เส้นกลางใบ รวมทั้งไส้ในของรากและลำต้น

3.3 ชนิดของเนื้อเยื่อเจริญ

การแบ่งชนิดของเนื้อเยื่อเจริญทำได้หลายวิธี ขึ้นกับแนวความคิดของนักพฤกษศาสตร์ Mauser (1988) แบ่งชนิดของเนื้อเยื่อเจริญจากการใช้ตำแหน่งของเนื้อเยื่อเจริญ ได้เป็น 5 ชนิดดังนี้

1. **เนื้อเยื่อเจริญส่วนปลาย** (apical meristem) เป็นเนื้อเยื่อเจริญที่พบในส่วนปลายของโครงสร้าง ได้แก่ ปลายยอด (shoot tip) ปลายราก (root tip) รวมทั้งในส่วนของ trichome และต่อมชนิดต่างๆ

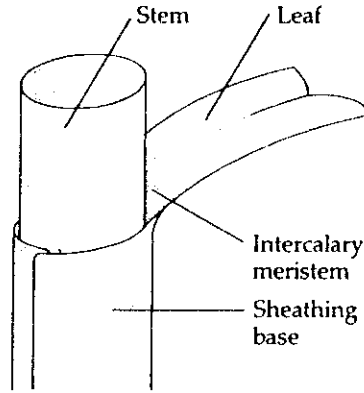
2. **เนื้อเยื่อเจริญส่วนฐาน** (basal meristem) เป็นเนื้อเยื่อเจริญที่พบในส่วนฐานของโครงสร้าง เช่นเนื้อเยื่อเจริญที่พบในส่วนฐานของหนาม (spine) ของพืชบางชนิด เช่น สลัดได (*Opuntia*)

3. **เนื้อเยื่อเจริญระหว่างข้อ** (intercalary meristem) เป็นเนื้อเยื่อเจริญที่พบเซลล์อนุพันธ์ทั้งในส่วนที่อยู่เหนือเนื้อเยื่อเจริญและในส่วนที่อยู่ใต้เนื้อเยื่อเจริญ โดยพบในส่วนที่อยู่เหนือข้อ (ภาพที่ 3.2) ของพืชใบเลี้ยงเดี่ยวและ *Equisetum* sp.

4. **เนื้อเยื่อเจริญด้านข้าง** (lateral meristem หรือ secondary meristem) เป็นเนื้อเยื่อเจริญที่พบรอบนอก (periphery) ของโครงสร้าง ประกอบด้วย vascular cambium และ phellogen เนื่องจาก vascular cambium ทำหน้าที่สร้าง secondary xylem หรือเนื้อไม้และ

secondary phloem ซึ่งเป็นบางส่วนของเปลือกไม้ (bark) บางครั้งจึงจัดเนื้อเยื่อชนิดนี้เป็นเนื้อเยื่อเจริญระหว่างข้อ

5. เนื้อเยื่อเจริญที่ซอกใบ (axillary meristem) เป็นเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายที่เกิดขึ้นที่ซอกใบหรือในส่วนของตา (bud) เนื้อเยื่อเจริญชนิดนี้จะแบ่งตัวและเจริญไปเป็นกิ่ง ในจำนวนนี้ เนื้อเยื่อเจริญที่มีบทบาทในการเจริญเติบโตของพืชมากที่สุดคือเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายและเนื้อเยื่อเจริญด้านข้าง



ภาพที่ 3.2 แสดงตำแหน่งของเนื้อเยื่อเจริญระหว่างข้อ (จาก Mauseth, 1988)

เทียมใจ (2541) แบ่งชนิดของเนื้อเยื่อเจริญตามระยะต่างๆ ของการเจริญเติบโต ได้เป็น 3 ชนิด ดังนี้

1. **Promeristem** (protomeristem) เป็นเซลล์อนุพันธ์ที่เกิดจากการแบ่งเซลล์ของเนื้อเยื่อเจริญ แต่เซลล์เหล่านี้ยังมีลักษณะเหมือนเนื้อเยื่อเจริญ กล่าวคือมีรูปร่างคล้ายคลึงกัน และมีขนาดเท่าๆ กัน มีผนังเซลล์บาง ประกอบด้วย pits ที่เกิดขึ้นใหม่ๆ ภายในอาจมีหรือไม่มีแวคิวโอล มีนิวเคลียสใหญ่และมีช่องว่างระหว่างเซลล์น้อยมากหรือไม่มีเลย พบมากในส่วนปลายสุดของราก ลำต้นหรือกิ่ง

2. **Primary meristem** เป็นเนื้อเยื่อเจริญที่เจริญและเปลี่ยนแปลงมาจากเนื้อเยื่อเจริญ protomeristem พบในบริเวณที่ต่ำจากปลายยอดลงมา หรือในกรณีของปลายรากจะเป็นบริเวณที่เซลล์ยืดตัว (region of cell elongation) primary meristem ประกอบด้วย protoderm, procambium และ ground meristem

3. **Secondary meristem** ประกอบด้วย vascular cambium และ phellogen เป็นเนื้อเยื่อเจริญที่พบในรากและลำต้นของพืชกลุ่ม Gymnosperm พืชใบเลี้ยงคู่และพืชใบเลี้ยงเดี่ยวบางชนิด ทำหน้าที่แบ่งเซลล์เพื่อเพิ่มขนาดให้ใหญ่ขึ้น secondary meristem มีจุดกำเนิด

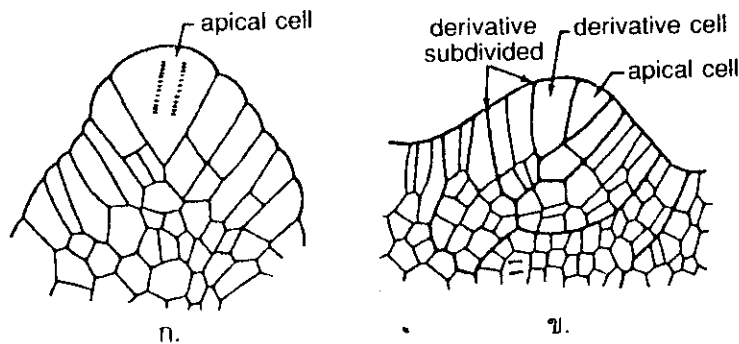
มาจากเนื้อเยื่อถาวรบางส่วน เช่น เนื้อเยื่อพาเรงคิมาของลำต้นหรือรากเปลี่ยนสภาพกลับ (redifferentiation) มาเป็นเนื้อเยื่อเจริญ ทำหน้าที่แบ่งตัวเพื่อสร้างเนื้อเยื่อถาวรขึ้นใหม่

ในพืชใบเลี้ยงเดี่ยวบางชนิด เช่น มะพร้าว หมาก ปาล์ม ความหนาของลำต้นเกิดจากเนื้อเยื่อเจริญใกล้ปลายยอด เป็นเนื้อเยื่อเจริญแบบ primary meristem ชนิดพิเศษ เรียกว่า **primary thickening meristem**

3.4 เนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอด (shoot apex)

3.4.1 เนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดของ vascular Cryptogams

Vascular Cryptogams (ได้แก่พืชในดิวิชัน Psilophyta, Microphylophyta, Arthrophyta และ Pterophyta) มีเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายของลำต้นเป็นแบบง่าย ๆ ใน *Equisetum* และเฟินบางชนิดเนื้อเยื่อเจริญที่ปลายยอดเป็นเซลล์ขนาดใหญ่เพียงเซลล์เดียว เรียก **apical cells** (apical initials) apical cells มีรูปร่างคล้ายปิรามิดหัวกลับ มีด้าน 3 – 4 ด้าน apical cells นี้จะแบ่งตัวในลักษณะ orderly fashion กล่าวคือแบ่งเซลล์ให้ขนานกับผนังเซลล์เดิม เซลล์ใหม่ที่ได้มีขนาดเล็กกลองเรื่อยๆ และเซลล์มีการจัดเรียงตัวเป็นระเบียบ (ภาพที่ 3.3)

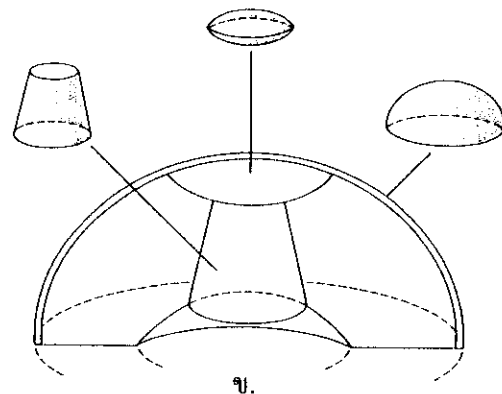
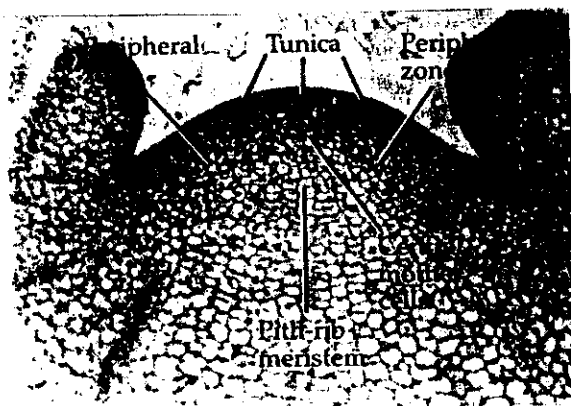


ภาพที่ 3.3 ไดอะแกรมแสดงเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดแบบ apical cell
ก. ของ *Equisetum hyemale* ข. ของเฟิน *Polypodium peroussum*
(จาก Esau, 1977)

3.4.2 เนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดของพืชมีเมล็ด

เนื้อเยื่อเจริญที่ปลายยอดของพืชมีเมล็ดไม่มีลักษณะเป็นเอกลักษณ์เหมือนพืชมีท่อลำเลียง ชั้นต่ำ (vascular Cryptogams) แต่มีลักษณะเป็นกลุ่มเซลล์ที่มีลักษณะเหมือนๆ กัน Schmidt (1924) เป็นคนแรกที่สังเกตเห็นว่าเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดประกอบด้วยกลุ่มเซลล์ 2 กลุ่ม ได้แก่ **tunica** และ **corpus** Tunica เป็นกลุ่มเซลล์ที่อยู่นอกสุด (ภาพที่ 3.4 ก.) มีการแบ่งเซลล์แบบตั้งฉากกับผิวสัมผัส ดังนั้นเซลล์ที่ได้จากการแบ่งจะเจริญเฉพาะในส่วนผิวของโครงสร้างเท่านั้น ชั้น tunica มักมีความหนาเพียงชั้นเดียว แต่บางครั้งอาจมีความหนา 2 – 4 ชั้นหรือมากกว่า

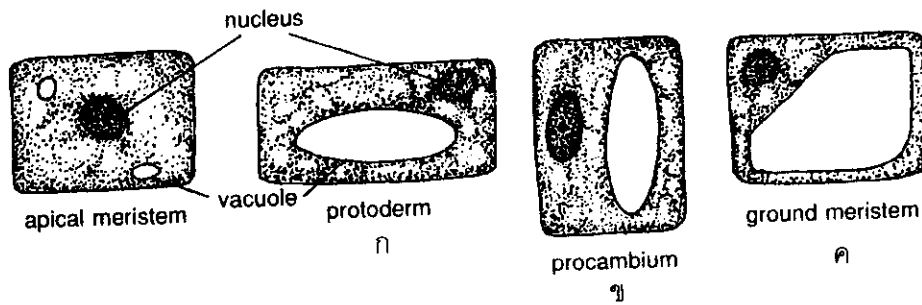
ชั้น corpus เป็นกลุ่มเซลล์ที่อยู่ใต้ชั้น tunica เซลล์ในชั้นนี้มีลักษณะรูปร่างคล้ายๆ กัน มีการแบ่งเซลล์ทั้งในแนวตั้งฉากและในแนวขนานกับผิวสัมผัส กลุ่มเซลล์ที่เกิดใหม่จึงมีการจัดเรียงตัวไม่เป็นระเบียบ (ภาพที่ 3.4 ก.) อย่างไรก็ตาม Mauseth (1988) ได้ให้ความเห็นจากชนิดของผนังเซลล์ ขนาดและรูปร่างของเซลล์ ความเข้มข้นของโพรโทพลาสต์ รวมทั้งส่วนประกอบภายในเซลล์เมื่อศึกษาด้วยกล้องจุลทรรศน์อิเล็กตรอน สามารถแบ่งเซลล์ในชั้น corpus ได้เป็น 3 กลุ่ม คือ กลุ่มเซลล์บริเวณปลายสุด เรียกว่า **central mother cells** กลุ่มเซลล์ในตำแหน่งใจกลางและอยู่ใต้กลุ่ม central mother cells เรียกว่า **pith-rib meristem** และกลุ่มเซลล์กลุ่มสุดท้ายคือ **peripheral zone** (หรือ flank meristem) ซึ่งเป็นกลุ่มที่อยู่ทั้งสองด้านของ pith – rib meristem (ภาพที่ 3.4 ข.)



ภาพที่ 3.4 แสดงเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดของ *Mammillaria elongata*
ก. ประกอบด้วยชั้น tunica และ corpus ข. ไดอะแกรมแสดงการแบ่งกลุ่ม
ของเซลล์ในชั้น corpus ที่ประกอบด้วย central mother cells, peripheral
zone และ pith-rib meristem (จาก Mauseth, 1988)

3.4.3 การเปลี่ยนสภาพจากเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอด

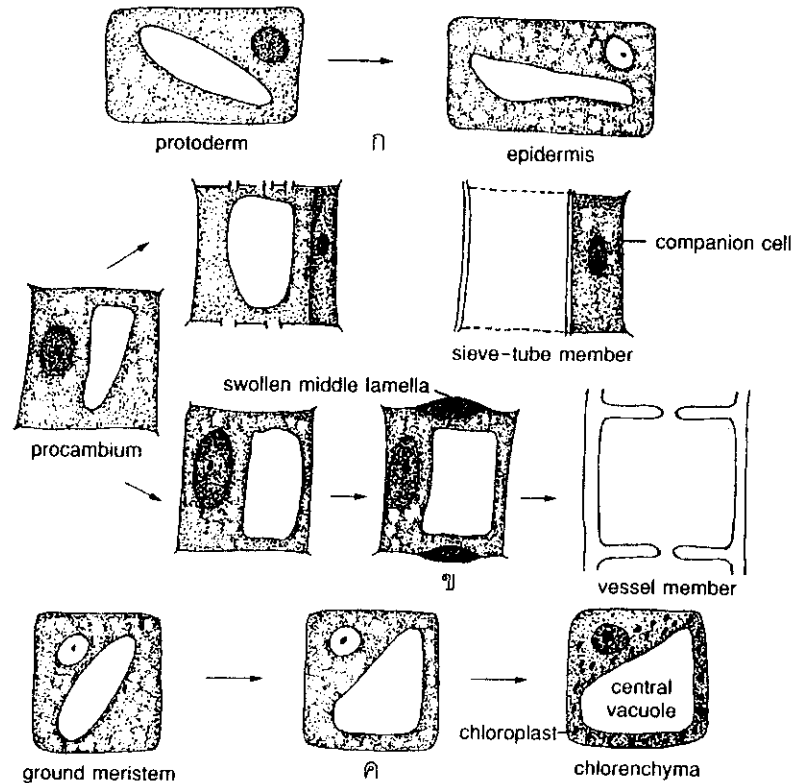
ในขณะที่เซลล์ของเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายมีการแบ่งตัวและเปลี่ยนรูปไปเป็น protoderm, procambium และ ground meristem (ภาพที่ 3.5 ก. - ค.) ลักษณะภายในเซลล์จะเปลี่ยนไป โดยใน protoderm จะมีนิวเคลียสเล็กลง มีแวคิวโอลใหญ่ขึ้นและมีรูปร่างของเซลล์เปลี่ยนไป จากนั้นจะเปลี่ยนสภาพไปเป็น epidermis (ภาพที่ 3.6 ก.) โดยมีผนังเซลล์ด้านนอกหนากว่าด้านอื่นๆ แต่ส่วนประกอบภายในยังคงมีคุณสมบัติเหมือนเดิม ยกเว้นแวคิวโอลที่มีขนาดใหญ่ขึ้น



ภาพที่ 3.5 แสดงการเปลี่ยนรูปของเซลล์จาก apical meristem ไปเป็น ก. protoderm ข. procambium และ ค. ground meristem (จากเทียมใจ, 2542)

ใน procambium ทั้งนิวเคลียสและแวคิวโอลมีขนาดใหญ่ขึ้นและมีรูปร่างยาวขึ้น จากนั้นเซลล์จะเปลี่ยนรูปไปเล็กน้อยและเปลี่ยนสภาพไปเป็นเนื้อเยื่อลำเลียงในระยะแรก (primary xylem และ primary phloem) เมื่อเจริญเต็มที่ primary xylem จะเหลือเฉพาะเซลล์ที่มีผนังหนา (vessel member) เท่านั้น ในขณะที่เซลล์ของ primary phloem จะไม่มีนิวเคลียสหรือ sieve tube member (ภาพที่ 3.6 ข.)

ใน ground meristem มีนิวเคลียสเล็กและแวคิวโอลใหญ่ขึ้นแต่มีรูปร่างคล้ายกับเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลาย เมื่อพัฒนาไปเป็นพาเรงคิมาจะมีแวคิวโอลใหญ่เกือบเต็มเซลล์ (ภาพที่ 3.6 ค.) บางชนิดมีการสร้างคลอโรพลาสต์ด้วย



ภาพที่ 3.6 แสดงการเปลี่ยนแปลงสภาพของเซลล์จาก primary meristem ไปเป็น
 ก. epidermis ข. เซลล์ลำเลียง ค. เซลล์พาแรงคิมา (จาก เทียมใจ, 2542)

3.5 เนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายราก (root tip)

3.5.1 เนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายรากของ vascular Cryptogams

เนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายรากของ vascular Cryptogams มีลักษณะเป็น apical cells ที่มีด้านหน้าตัด 3 – 4 ด้านเหมือนในปลายยอด ในจำนวนด้านหน้าตัดนี้ จะมีด้านหน้าตัดที่แบ่งตัวให้ได้เซลล์ที่เป็นต้นกำเนิดของหมวกราก Mauserth (1988) ได้ให้ข้อเสนอแนะว่าในเซลล์ปลายรากของ *Equisetum arvense* จะมีบางกลุ่มเซลล์ที่มีการแบ่งเซลล์น้อยกว่าปกติ มีขนาดของเซลล์ไม่เปลี่ยนแปลงมาก มีอัตราการสังเคราะห์กรดนิวคลีอิกและโปรตีนต่ำ เรียกกลุ่มเซลล์นี้ว่า **quiescent center**

3.5.2 เนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายรากของพืชมีเมล็ด

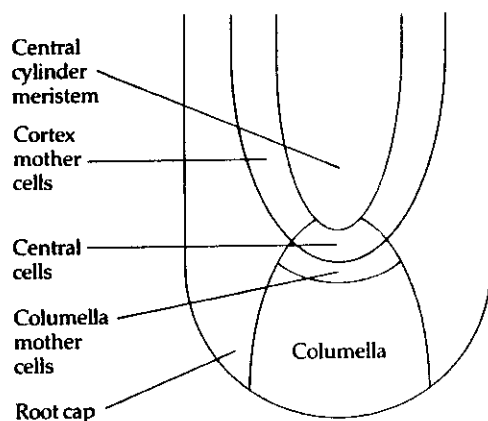
เนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายรากของพืชมีเมล็ดมีลักษณะคล้ายกับเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายยอดของ vascular Cryptogams แต่มีการแบ่งกลุ่ม (zonation) ของเนื้อเยื่อที่ต่างกันอย่างชัดเจน (ภาพที่ 3.7) ประกอบด้วย

1. **Central cylinder meristem** (central cylinder mother cells) เป็นกลุ่มเซลล์ที่อยู่ด้านในสุดของราก จะพัฒนาไปเป็นส่วนของ vascular cylinder

2. **Cortical initials** (cortex mother cells) เป็นกลุ่มเซลล์ที่จะพัฒนาไปเป็นเนื้อเยื่อในชั้นคอร์เทกซ์ โดยมีเนื้อเยื่อชั้นนอกสุดพัฒนาไปเป็น epidermis

3. **Central cells** (quiescent center หรือ permanent initials) เป็นเซลล์ที่ทำหน้าที่เป็น promeristem โดยจะแบ่งเซลล์เพื่อสร้างเป็น central cylinder meristem, cortical initials และ columella mother cells

4. **Columella mother cells** (calyptragen) เป็นกลุ่มเซลล์ที่พัฒนาไปเป็น columella หรือเป็นบริเวณตอนกลางของหมวกราก



ภาพที่ 3.7 ไดอะแกรมแสดง
การแบ่งชั้นต่างๆ ของเนื้อเยื่อ
เจริญบริเวณปลายราก
(จาก Mauseth, 1988)

ในการเจริญและพัฒนาของปลายราก สามารถจัดแบ่งได้ทั้งแบบ **closed meristem** และ **open meristem** ในการจัดให้เป็นการเจริญแบบ closed meristem พิจารณาจากการที่หมวกรากมีการพัฒนามาร่วมกับเนื้อเยื่อเจริญส่วนปลายราก ทำให้ดูเหมือนกับการเจริญของปลายรากถูกจำกัดขอบเขตด้วยหมวกราก ในขณะที่การจัดให้เป็นการเจริญแบบ open meristem ถือว่าเซลล์ของหมวกรากไม่ได้มีการพัฒนามาร่วมกับเนื้อเยื่อเจริญ โดยถือว่า

cortical initials และ columella mother cells ไม่ได้ถูกจำกัดขอบเขตด้วยหมวกกราก เซลล์เหล่านี้เพียงแต่เป็นตัวช่วยในการสร้างหมวกกรากเท่านั้น

3.6 เนื้อเยื่อเจริญด้านข้าง (lateral meristem)

เนื้อเยื่อเจริญด้านข้างเป็นเนื้อเยื่อเจริญที่พบเฉพาะในพืชกลุ่ม Gymnosperm และในพืชใบเลี้ยงคู่ที่มีเนื้อไม้ (woody dicotyledons) หน้าที่ของเนื้อเยื่อเจริญชนิดนี้คือทำให้โครงสร้างหรืออวัยวะของพืชมีการขยายขนาดในแนวรัศมี หรือทำให้เส้นผ่าศูนย์กลางของโครงสร้างใหญ่ขึ้นหรืออ้วนขึ้น ประกอบด้วย vascular cambium และ phellogen (cork cambium) เนื้อเยื่อเจริญด้านข้างเจริญและพัฒนามาจากกลุ่มเซลล์หลายตำแหน่ง ดังนี้

1. จาก procambium ที่กั้นระหว่าง primary xylem และ primary phloem ของกลุ่มท่อลำเลียง (vascular bundle)
2. จากการเปลี่ยนสภาพของเนื้อเยื่อถาวรบางชนิดโดยเฉพาะพาเรงคิมาในชั้นคอร์เทกซ์หรือใน pith ray (medullary ray) มีการเสียสภาพการเจริญ (dedifferentiate) และเปลี่ยนสภาพกลับ (redifferentiate) มาเป็นเนื้อเยื่อเจริญอีก
3. จากการเปลี่ยนสภาพกลับของเซลล์บางเซลล์ในชั้นเพริไซเคิล (pericycle) ของราก
4. จากการเปลี่ยนแปลงของเนื้อเยื่ออื่นๆ เช่น epidermis, คอลเรงคิมาหรือโพลเอม

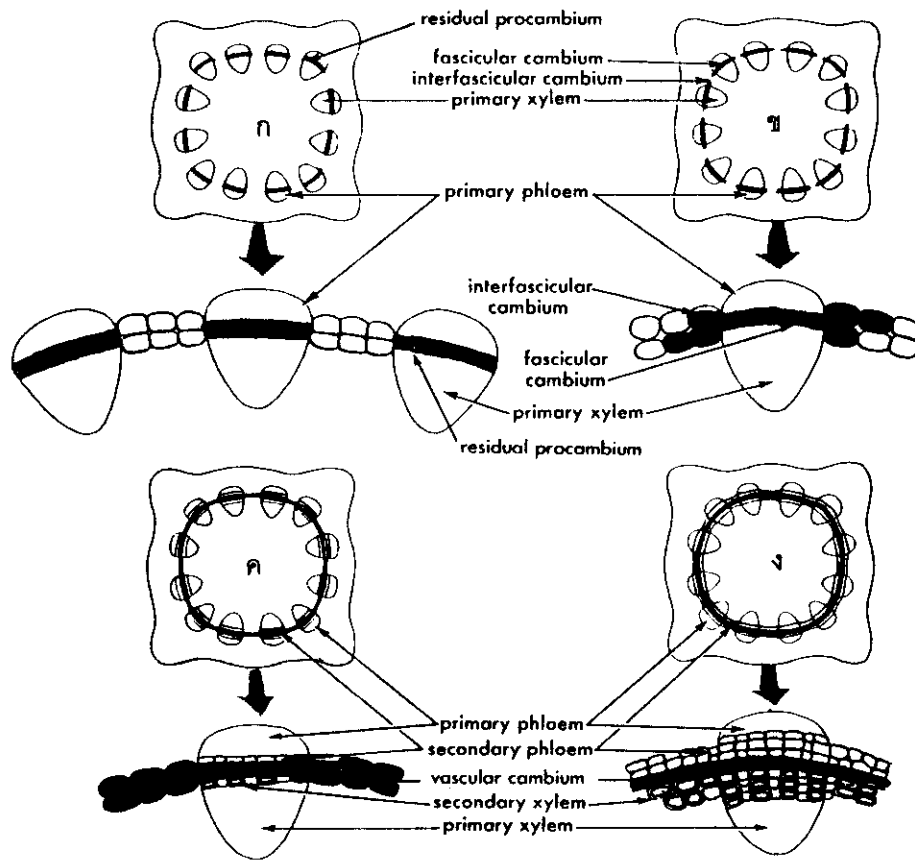
3.6.1 Vascular cambium

Vascular cambium หรือแคมเบียม (cambium) ในระยะแรกๆ ประกอบด้วย fascicular cambium เป็นแคมเบียมที่เปลี่ยนแปลงมาจาก procambium ที่พบภายในกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียง ส่วน interfascicular cambium (ภาพที่ 3.8 ข.) เป็นเนื้อเยื่อเจริญที่เปลี่ยนแปลงมาจากเซลล์พาเรงคิมาในตำแหน่ง pith ray เมื่ออายุมากขึ้น ทั้ง fascicular cambium และ interfascicular cambium จะเจริญหรือยืดออกมาเชื่อมต่อกัน (ภาพที่ 3.8 ค., ง.) ทำให้แคมเบียมเกิดเป็นวงติดต่อกันรอบลำต้นและเกิดตลอดความยาวของลำต้น ในรากแคมเบียมเกิดจาก procambium ที่อยู่ระหว่างแฉก (arch) ของ primary xylem ค่อยๆ เจริญออกไปเชื่อมต่อกับแคมเบียมที่เปลี่ยนสภาพมาจากเซลล์ของเพริไซเคิลในตำแหน่งที่ตรงกับ passage cells ของชั้นเอนโดเดอร์มิสทำให้เกิดเป็นวงของเนื้อเยื่อเจริญและเกิดตลอดความยาวของโครงสร้างเช่นเดียวกับในลำต้น

3.6.1.1 รูปร่างของแคมเบียม

เซลล์ของ cambium initials มีรูปร่าง 2 แบบ คือ

1. **Fusiform initials** เซลล์รูปร่างยาว ปลายแหลม มีความยาวมากกว่าความกว้าง หลายเท่า เซลล์แบ่งตัวในแนวตั้งฉากกับผิวสัมผัส (periclinal division) ได้เซลล์ที่ทำให้เกิดเนื้อเยื่อในแนวตั้งของพืช ใน secondary xylem ได้แก่ เวสเซล (vessel), เทรทิด (tracheid), xylem fiber และ xylem parenchyma ส่วนใน secondary phloem ได้แก่ sieve elements, phloem fiber และ phloem parenchyma (ภาพที่ 3.9 ก., ค., ง.)

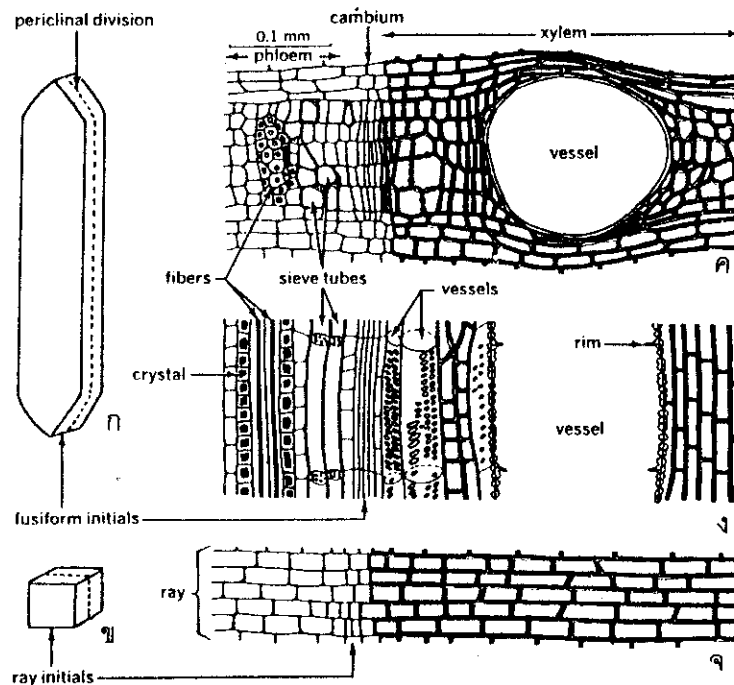


ภาพที่ 3.8 ไดอะแกรมแสดงการเจริญของลำต้นในระยะปฐมภูมิ ก. มี procambium กั้นระหว่าง primary xylem และ primary phloem ข. procambium พัฒนาเป็น fascicular cambium และ interfascicular cambium ค., ง. ทั้ง fascicular cambium และ interfascicular cambium ค่อยๆ เชื่อมต่อกันเกิดเป็นแคมเบียม (จาก Rost และ คณะ, 1979)

2. Ray initials เซลล์มีขนาดเล็กกว่า fusiform initial และมีรูปร่างเกือบเป็นรูปหลายเหลี่ยมด้านเท่า เป็นเซลล์ที่ทำให้กำเนิด ray cells ของทั้ง secondary xylem และ secondary phloem (ภาพที่ 3.9 ข., จ.)

เซลล์ของแคมเบียมมีลักษณะต่างจากเนื้อเยื่อเจริญอื่นๆ โดยจะมีแวคิวโอลขนาดใหญ่ มีผนังเซลล์เป็น primary pit field กับ plasmodesmata และมีผนังเซลล์ในด้านรัศมีมีหนากว่าผนังเซลล์ด้านอื่นๆ รวมทั้งมี primary pit field ชัดเจน

ปกติแล้วแคมเบียมประกอบด้วยเซลล์เพียง 1 – 2 ชั้นเท่านั้น แต่บางครั้งอาจเห็นแคมเบียมเป็นแถบหรือมีหลายแถว เรียก cambium initials และกลุ่มเซลล์อนุพันธ์รวมกันว่า **cambial zone** ถ้าดูทางด้านตัดขวางจะเห็นเซลล์เรียงกันเป็นชั้นๆ เซลล์ทั้งสองข้างของ cambial zone จะค่อยๆ ขยายขนาดและมีการเปลี่ยนแปลงสภาพไปเป็น secondary xylem (หรือเนื้อไม้) และ secondary phloem ที่สมบูรณ์ โดยสร้าง secondary xylem เข้าไปทางใจกลางของลำต้น (centripetal development) และสร้าง secondary phloem ออกมาทางด้านนอก (centrifugal development) ยกเว้นพืชบางชนิดที่มีแคมเบียมผิดไปจากปกติ



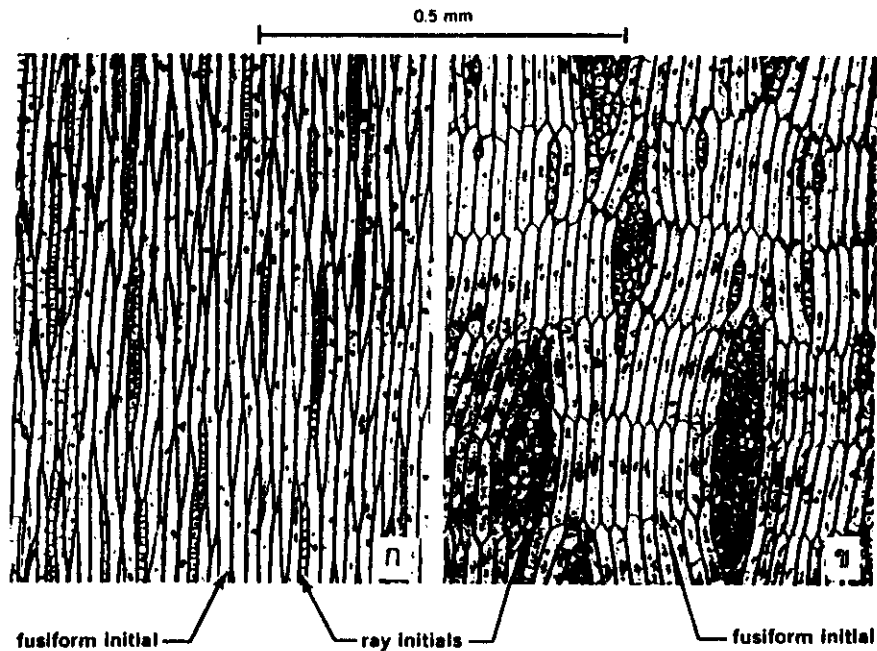
ภาพที่ 3.9 ไดอะแกรมแสดงชนิดของ cambial initials และเซลล์ที่เกิดจาก cambial initials ก. fusiform initials ข. ray initials ค., ง. เซลล์ที่เกิดจาก fusiform initials จ. เซลล์ที่เกิดจาก ray initials (ค. cross section; ง., จ. radial section) (จาก Esau, 1977)

3.6.1.2 ชนิดของ vascular cambium

จากการเรียงตัวของ vascular cambium ในด้านสัมผัส (tangential plane) สามารถแบ่ง vascular cambium ออกเป็น 2 ชนิด คือ

1. **Storied** หรือ stratified cambium เกิดจาก fusiform initials มีการเรียงตัวเสมอกันตามแนวนอน (ภาพที่ 3.10 ก.) ทำให้ส่วนปลายของเซลล์เกือบจะอยู่ในแนวเดียวกัน พบในพืชที่มี fusiform initials สั้น

2. **Nonstoried** หรือ nonstratified cambium เซลล์ fusiform initials รูปร่างยาวไม่มีการเรียงตัวไปในแนวนอนแนวเดียวกัน หรือเซลล์มีการจัดเรียงเหลื่อมซ้อนกัน (ภาพที่ 3.10 ข.) พบมากในพืชที่มี fusiform initials ยาว เช่น เฟิน Gymnosperm และพืชใบเลี้ยงคู่ที่มีวิวัฒนาการน้อย



ภาพที่ 3.10 แสดงชนิดของแคมเบียม ก. nonstoried cambium ของ *Rush typhina* ข. storied cambium ของ *Wisteria* sp. (จาก Esau, 1977)

3.6.1.3 การแบ่งเซลล์ของ vascular cambium

เซลล์ cambial initials และเซลล์อนุพันธ์มีการแบ่งเซลล์ในแนวขนานมากกว่าการแบ่งในแนวตั้งฉาก ไชเลมและโพลเอมในระยะแรกๆ จะเห็นเป็นชั้นๆ แต่ในกลุ่มเซลล์ที่เจริญมากขึ้นจะไม่เห็นเป็นชั้นเพราะมีการเปลี่ยนรูปร่างไปจากเดิม การแบ่งเซลล์ของแคมเบียมที่เป็นการเพิ่มจำนวนของไชเลมและโพลเอมให้มากขึ้นนี้เรียกว่า **additive division**

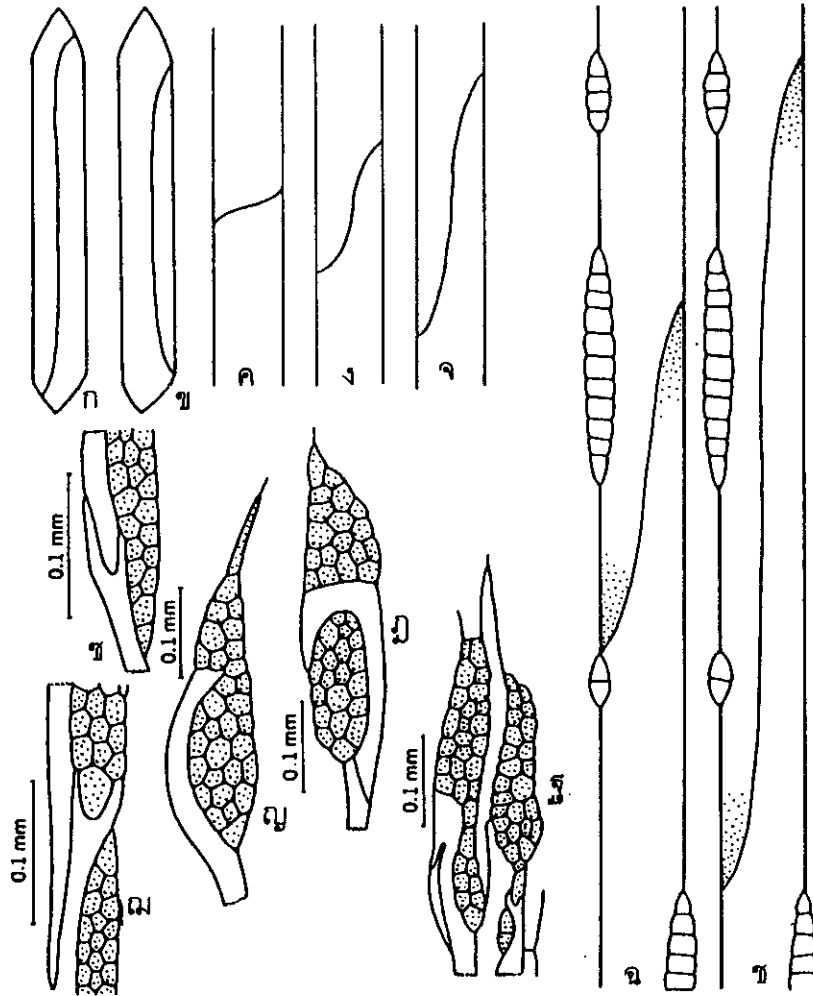
จากการที่ไชเลมมีความหนามากขึ้น แคมเบียมจะถูกดันออกไปทางด้านนอกอยู่ตลอดเวลาและมีความกว้างเพิ่มขึ้นซึ่งเป็นผลมาจากการแบ่งเซลล์ แต่ในพวกไม้ยืนต้น ยังมีผลเนื่องมาจากการเจริญแบบแทรกซ้อน (intrusive growth) รวมทั้งการที่เซลล์เริ่มต้นสูญหายไปและการเกิด ray initials จาก fusiform initials อีกด้วย

การแบ่งเซลล์เพื่อเพิ่มจำนวนเซลล์เริ่มต้น เรียกว่า **multiplicative division** ในแคมเบียมซึ่งมี fusiform initials ล้วน การแบ่งแบบ multiplicative มักเป็นแบบ radial anticlinal (ภาพที่ 3.11 ก.) ทำให้ได้เซลล์ซึ่งขยายขนาดใหญ่ทางด้านสัมผัส ส่วนในใบเลี้ยงคู่ที่เป็นไม้ล้มลุกและไม้พุ่ม การแบ่งแบบตั้งฉากกับผิวสัมผัสเป็นแบบ lateral (ภาพที่ 3.11 ข.) พวกที่มี fusiform initials ยาวจะแบ่งแบบ pseudotransverse (ภาพที่ 3.11 ค. – จ.) และเซลล์ใหม่แต่ละเซลล์จะยืดยาวออกโดยการเจริญแบบ apical intrusive (ภาพที่ 3.11 ฉ., ช.) เซลล์ใหม่จึงอยู่ติดกันในแนวที่เกือบขนานกัน (ภาพที่ 3.11 ซ., ฉ.) ถ้าพืชมี ray แบบ biseriate หรือ multiseriate เซลล์ของ ray initials ก็มักจะแบ่งตัวแบบ radial anticlinal ด้วย

การเกิด ray initials จาก fusiform initials จะพบอยู่เสมอๆ ซึ่งเกิดขึ้นได้จากการตัดที่ส่วนปลายของ fusiform initials ออกเป็นเซลล์ใหม่ หรือตัดตอนส่วนกลางเซลล์ เช่น ในพวกสนภูเขา หรือโดยการตัดขวางเซลล์เริ่มต้นเช่นในไม้ล้มลุกและไม้พุ่มพวกใบเลี้ยงคู่ ซึ่งในการนี้อาจมีวิธีการหลายอย่างเข้ามาเกี่ยวข้องด้วย เช่นการที่เซลล์เริ่มต้นแบ่งตัวหลายครั้งได้เซลล์หลายๆ เซลล์ การสูญเสียเซลล์บางเซลล์ที่ได้จากการแบ่งนี้ไปและการเปลี่ยนเซลล์อื่นให้เป็น ray initials การสูญเสียเซลล์เริ่มต้นบางเซลล์ไปก็เนื่องจากเซลล์พวกนี้ถูกดันออกไปทางด้านของไชเลมหรือโพลเอม และเจริญเปลี่ยนไปเป็นไชเลมหรือโพลเอมซึ่งมักเกิดขึ้นภายหลังจากการที่เซลล์ค่อยๆ ลดขนาดลงในขณะที่ยังอยู่ในชั้นของเซลล์เริ่มต้น

พืชพวกสนภูเขาและพืชใบเลี้ยงคู่ การเจริญของ uniseriate ray เริ่มจาก ray ที่สูง 1 – 2 ชั้นก่อน แล้วจึงค่อยเพิ่มความสูงขึ้นไปจนได้ขนาดในพืชแต่ละชนิด โดยการแบ่งเซลล์ตามขวางและโดยการรวมกันของ ray ที่อยู่เหนือขึ้นไปเข้าด้วยกัน ส่วนการเกิดของ multiseriate ray นั้น เกิดจากการแบ่งแบบ radial anticlinal และการรวมเซลล์ที่อยู่เคียงข้างกันเข้าด้วยกัน ซึ่งในการรวมเข้าด้วยกันนี้ บางครั้งจะรวมเอา fusiform initials ที่อยู่ใกล้ๆ กันเข้าไปด้วย และ

เปลี่ยนให้เป็น ray initials โดยมีการแบ่งตามขวางเกิดขึ้น ส่วนพวกที่ถูกดันออกหรือเข้าข้างในก็จะกลายเป็นไซเลม และโฟลเอม และสูญเสียไปจาก initial zone ในทางตรงกันข้าม ray อาจจะแยกออกจากกันได้ โดยที่ fusiform initials เจริญแทรกเข้าไประหว่าง ray initials (ภาพที่ 3.11 ญ., ฎ., ฐ.)



ภาพที่ 3.11 แสดงการเจริญและการแบ่งตัวของ fusiform initial ในการแบ่งเซลล์ (ด้านสัมผัส) ก. radial anticlinal wall ข. lateral anticlinal wall ค.-จ. oblique anticlinal wall ฉ., ฐ. Oblique anticlinal wall และตามด้วยการเจริญแบบ intrusive growth (ส่วนปลายมีจุดปะ) ฐ., ฎ. การแตกเป็นง่ามของ fusiform initial และมีการเจริญแบบ intrusive growth ญ., ฎ., ฐ. การแทรกเข้าไปใน ray ของ fusiform initial (จาก Esau, 1977)

การแบ่งเซลล์แบบ multiplicative และ additive มักเกิดต่อกับช่วงการเจริญสูงสุดของไซเลมและโฟลเอ็มในแต่ละฤดูกาล ซึ่งจากการแบ่งตัวในช่วงนี้ของพืชที่มี storied cambium ทำให้มี fusiform initials สั้นในตอนปลายฤดูเติบโตมากกว่าในตอนต้นฤดู โดยที่เซลล์ใหม่จะยืดยาวออก ทำให้อัตราเฉลี่ยความยาวของเซลล์เริ่มต้นเพิ่มขึ้นจนกระทั่งถึงระยะที่มีการแบ่งเซลล์เกิดขึ้นอีกในตอนปลายของฤดูเติบโต จากการที่ fusiform initials มีความยาวไม่เท่ากันนี้ ทำให้ไซเลมที่เกิดขึ้นมีความยาวต่างกันด้วย

3.6.1.4 แคมเบียมที่เกิดบริเวณบาดแผล

ในส่วนของรากหรือลำต้นเมื่อมีบาดแผลเกิดขึ้น พืชจะมีเนื้อเยื่อพาเรงคิมาที่ค่อนข้างอ่อนนุ่มเกิดขึ้นในบริเวณบาดแผลนั้นหรือได้รอยบาดแผลลงไป เรียกเนื้อเยื่อเหล่านี้ว่า **callus** หรือ wound tissue callus จะช่วยสมานให้รอยแผลค่อยๆ หายไป callus อาจเกิดจากการแบ่งตัวของพาเรงคิมาในโฟลเอ็มหรือคอร์เทกซ์ก็ได้ แต่ส่วนใหญ่แล้วเกิดจากการแบ่งตัวของแคมเบียม โดยที่แคมเบียมจะแบ่งตัวให้พาเรงคิมาจำนวนมาก เซลล์ที่เกิดใหม่นี้มี suberin อยู่ทางด้านนอก จึงกลายเป็นเนื้อเยื่อพวก periderm ทำหน้าที่ป้องกันเนื้อเยื่อที่อยู่ภายใน จากนั้นแคมเบียมที่อยู่ข้างใต้จะแบ่งตัวเป็นเนื้อเยื่อลำเลียงตามปกติ

3.6.1.5 แคมเบียมในการติดต่าต่อกิ่ง

การติดต่าต่อกิ่ง คือการนำเอาส่วนของพืชต้นหนึ่งไปต่อกับพืชอีกต้นหนึ่ง นั่นคือการนำเอาส่วนที่ใช้ติดหรือเสียบ ซึ่งมักเป็นกิ่งพันธุ์ (scion) ไปต่อลงบนต้นตอ (stock) โดยให้แคมเบียมของกิ่งพันธุ์และต้นตอเชื่อมเป็นเนื้อเดียว ถ้าเอาต่าเพียงต่าเดียวไปต่อเข้ากับต้นอื่นเรียกว่าการติดต่า ถ้าเอากิ่งที่มีเนื้อไม้และต่าติดอยู่ไปเสียบเข้ากับต้นอื่น เรียกว่าการต่อกิ่ง แคมเบียมของกิ่งพันธุ์และต้นตอจะสร้าง callus ขึ้นและเจริญติดต่อกัน จากนั้นจะมีแคมเบียมเกิดขึ้นต่อกันเป็นแนวและสร้างเนื้อเยื่อลำเลียงตามปกติ ในบางครั้งการติดต่าต่อกิ่งไม่สามารถทำได้ เรียกว่า **incompatibility** ทั้งนี้เพราะแคมเบียมของกิ่งพันธุ์และต้นตอไม่สามารถเจริญต่อกันและสร้างไซเลมกับโฟลเอ็มได้ แต่จะสร้างเป็นพาเรงคิมาจำนวนมาก ทำให้รอยต่อนั้นไม่แข็งแรงและการลำเลียงน้ำและอาหารเป็นไปอย่างช้าๆ

3.6.1.6 แคมเบียมในพืชใบเลี้ยงเดี่ยว

โดยทั่วไปแล้ว พืชใบเลี้ยงเดี่ยวจะไม่มี secondary tissue แต่พบว่าพืชใบเลี้ยงเดี่ยวบางชนิดมีแคมเบียมเกิดขึ้น ทำให้มีกลุ่มเนื้อเยื่อลำเลียงที่เป็น secondary tissue และมักเรียง

ตัวอย่างมีระเบียบ ทำให้ลำต้นมีขนาดใหญ่ขึ้นคล้ายกับพืชใบเลี้ยงคู่ เช่น ครนารายณ์ เข็มกุดั่น หมากผู้หมากเมีย และว่านหางจระเข้ เป็นต้น แคมเบียมของพืชเหล่านี้เกิดจากเพริไซเคิล (pericycle) เปลี่ยนไปเป็นเนื้อเยื่อเจริญหรืออาจเกิดจากเนื้อเยื่อในชั้นคอร์เทกซ์ก็ได้ ส่วนใน ราก แคมเบียมเกิดจากเซลล์ในชั้นแอนโดเดอริมิส

3.6.1.7 ปัจจัยที่มีอิทธิพลต่อการเจริญของแคมเบียม

การเจริญของแคมเบียมถูกควบคุมด้วยปัจจัยทั้งภายในและภายนอก ปัจจัยเหล่านี้ได้แก่

1. น้ำ เป็นปัจจัยที่มีความสัมพันธ์ใกล้ชิดกับการเจริญของแคมเบียมมาก ถ้ามีน้ำมากในช่วงที่มีแสงมากและอุณหภูมิสูง วงของเนื้อไม้จะกว้าง แต่ถ้ามีฝนในระยะที่มีอุณหภูมิ ต่ำและแสงน้อย วงของเนื้อไม้จะไม่ค่อยกว้าง นอกจากนี้ การขาดน้ำจะทำให้แคมเบียมหยุด กิจกรรม

2. อุณหภูมิ มีผลทั้งทางตรงและทางอ้อม โดยเฉพาะในเขตอบอุ่น อุณหภูมิของอากาศ จะเป็นตัวกำหนดการเจริญของแคมเบียมในต้นฤดูใบไม้ผลิ และการหยุดกิจกรรมของแคมเบียม ในปลายฤดูร้อน ส่วนในเขตหนาว บางครั้งอาจมีน้ำค้างแข็งเกิดขึ้นในฤดูใบไม้ผลิหลังจากที่ อากาศอบอุ่นแล้ว และแคมเบียมกำลังเริ่มเจริญ ทำให้การเจริญหยุดชะงักและอาจตายเป็น บางส่วน ส่วนในฤดูใบไม้ร่วงแคมเบียมจะหยุดการเจริญเติบโต

3. ช่วงการได้รับแสงมีผลทางอ้อมต่อแคมเบียมโดยกระตุ้นผ่านทางตาหรือใบที่เจริญ เติบโตเต็มที่แล้ว พืชบางชนิดมีการตอบสนองต่อสภาพกลางวันยาวหรือสั้นไม่เหมือนกัน

4. การแข่งขันเพื่อให้ได้รับแสง น้ำ และธาตุอาหารระหว่างพืช ซึ่งมีผลถึงการสร้าง คาร์โบไฮเดรตและฮอร์โมนพืชด้วย

5. ปริมาณออกซิเจนและคาร์บอนไดออกไซด์ มีผลทางอ้อมผ่านการสังเคราะห์แสงและ การเติบโตของราก

6. การตัดใบและกิ่งก้าน เป็นผลต่อการลดปริมาณการสร้างคาร์โบไฮเดรตและออกซิเจน ทำให้มีผลต่อการทำงานของแคมเบียม

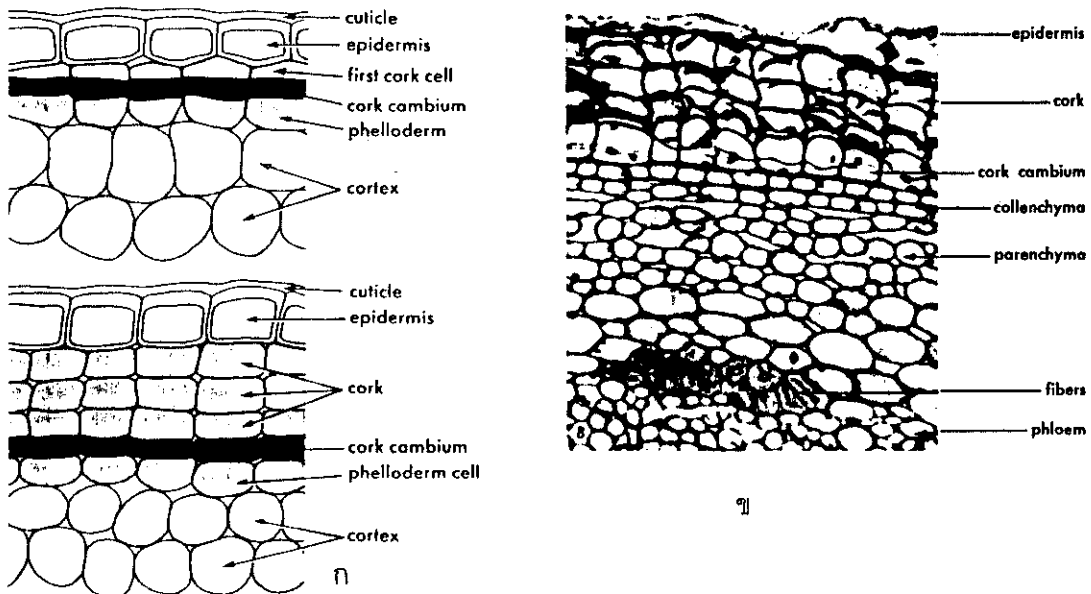
7. เชื้อโรค ทำให้แนวการแบ่งเซลล์ของแคมเบียมเปลี่ยนไปได้ โดยเซลล์ที่เกิดขึ้นนั้นจะมี ลักษณะผิดปกติ ไม่ยาวมากนัก และมีรูปร่างเป็นเซลล์พาเรงคิมามากกว่าทรีคีด

3.6.2 Phellogen (cork cambium)

Phellogen หรือ cork cambium เป็น secondary meristem ที่มีจุดกำเนิดมาจากการ เปลี่ยนสภาพกลับ (redifferentiate) ของพาเรงคิมาในชั้นคอร์เทกซ์หรือ primary phloem

นอกจากนี้อาจเกิดจากการเปลี่ยนสภาพกลับของ epidermis ถ้ามองทางด้านตัดขวางจะเห็น เซลล์เป็นรูปสี่เหลี่ยมผืนผ้าและค่อนข้างแบน ไม่มีช่องว่างระหว่างเซลล์ ยกเว้นบริเวณเลนทิเซลล์ ภายในโพรโทพลาสต์มีแวคิวโอลขนาดต่างๆ กัน อาจมี tannin และคลอโรพลาสต์อยู่ด้วย phellogen แบ่งตัวออกทางด้านนอกเกิดเป็น phellem หรือคอร์ค (cork) และแบ่งตัวเข้าทางด้านในเกิดเป็น phelloderm เนื้อเยื่อทั้งคอร์ค, phellogen และ phelloderm รวมกัน เรียกว่า **periderm** ซึ่งเป็นส่วนของเปลือกชั้นนอก (outer bark)

การเกิด cork cambium เริ่มจากการแบ่งเซลล์แบบขนานกับผิวของเซลล์พาเรงคิมาใน ชั้นคอร์เทกซ์หรือเซลล์อื่นๆ ซึ่งเป็นเซลล์ที่มีชีวิต ถ้าเซลล์เหล่านี้มีคลอโรพลาสต์, tannin, เม็ดแป้งหรือสารอื่นๆ อยู่ภายใน เมื่อเซลล์แบ่งตัว สิ่งเหล่านี้จะค่อยๆ ลดจำนวนลงจนหายไป เซลล์แบ่งตัวครั้งแรกแบบขนานกับผิวสัมผัสได้สองเซลล์ที่มีลักษณะเหมือนกัน เซลล์ด้านในสามารถแบ่งตัวต่อไปได้อีก แต่มักจะไม่แบ่งต่อไป และกลายเป็น phelloderm ส่วนเซลล์ด้านนอกจะแบ่งแบบขนานกับผิวสัมผัสต่อไปอีกเกิดเป็นเซลล์ใหม่สองเซลล์ เซลล์ด้านนอกสุดของ 2 เซลล์นี้จะเปลี่ยนสภาพเป็นเซลล์คอร์ค ส่วนเซลล์ด้านในจะทำหน้าที่เป็น cork cambial initials (ภาพที่ 3.12 ก.)



ภาพที่ 3.12 ไตอะแกรมตัดตามขวางแสดงการเกิด phellogen ก. การแบ่งเซลล์ เพื่อสร้างเป็นคอร์คและ phelloderm ในระยะแรกๆ ข. ภาพตัดตามขวางใน ตำแหน่ง periderm ของลำต้น Elderberry (*Sambucus*) (จาก Rost และคณะ, 1979)

Phelloderm ในพืชแต่ละชนิดมีความแตกต่างกัน พืชบางชนิดไม่มี phelloderm เพราะจากการแบ่งตัวครั้งแรกสามารถเกิดเป็น phellogen และเซลล์คอร์คเลย บางชนิดอาจมี phelloderm 1-3 ชั้น บางชนิด เช่น *Tilia* sp. ชั้นของ phelloderm จะเพิ่มมากขึ้นถ้าพืชมีอายุมากขึ้น เช่นในปีแรกจะมี phelloderm เพียงชั้นเดียว ปีที่สองมี 2 ชั้น ปีที่สามมีสี่ชั้นหรือมากกว่า

~~~~~

